Caldasia 23(2): 537-548

CARACTERIZACIÓN DEL CARIOTIPO DEL MONO AULLADOR COLORADO *Alouatta seniculus* QUE HABITA EN COLOMBIA

Olga Maria Torres
Instituto de Ciencias Naturales - Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. olgamto@ciencias.unal.edu.co

Miriam Leibovici
Instituto de Ciencias Naturales - Instituto de Genética, Universidad Nacional de Colombia. Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. mleibovici@yahoo.com

RESUMEN

Presentamos cariotipos con bandas Q, G, R y C del mono aullador colorado de Colombia, con base en el análisis de los cariotipos de 12 ejemplares cautivos y la reevaluación de los cariotipos de bandas Q de un macho y de una hembra publicados (Yunis *et al.* 1976). Reinterpretamos el mecanismo cromosómico de determinación del sexo y la morfología del cromosoma X de *Alouatta seniculus seniculus*. Los resultados indican que el cromosoma X es un metacéntrico de tamaño medio (4.85 % TCL) similar al cromosoma X de otros primates de los géneros *Cebus*, *Aotus* y *Ateles* estudiados hasta la fecha, así como al cromosoma X humano. Además, los machos portan una translocación entre el cromosoma Y y el autosoma 3, demostrando un mecanismo cromosómico de determinación del sexo $X_1X_1 X_2X_2 / X_1X_2 Y_1Y_2$, diferente del convencional XX / XY. Todos los animales estudiados presentaron un número diploide de 44.

Palabras clave. *Alouatta*, aullador colorado, cariotipo, Colombia, primates.

ABSTRACT

This paper presents Q- G- R- and C-bands karyotypes of red howler from Colombia, based on analyses of karyotypes of twelve caught specimens besides a female and a male Q banding karyotypes (Yunis *et al.* 1976) reevaluated. We reappraisal X chromosome morphology and sex determination chromosome mechanism of *Alouatta seniculus seniculus*. This work shows X chromosome is a nearly metacentric medium sized chromosome (4.85 % TCL), similar to other primates X chromosome from *Cebus*, *Aotus* and *Ateles* genus up to now studied, as well as human X chromosome. Further in males, Y chromosome undergone a translocation onto autosome 3, named $X_1X_2 Y_1Y_2$. All specimens studied shows 44 chromosomes diploid number.

Key words. *Alouatta*, howler monkey, Colombia, karyotype, primates.

INTRODUCCIÓN

El género *Alouatta* (Lacépède 1799) agrupa a los monos aulladores. Entre los primates neotropicales este género presenta la distribución más amplia (Wolfheim 1983), su rango geográfico se extiende desde México hasta el norte de Argentina. Aunque no hay total acuerdo, en general se reconocen seis especies (Emmons 1997) de las cuales dos habitan en Colombia (Hernández & Cooper 1976, Rodríguez *et al.* 1995): *A. palliata* (Gray 1849) comúnmente conocido como aullador negro, mono negro, mono zambo y *A. seniculus* (Linnaeus 1766) denominado corrientemente mono colorado, mono cotudo, roncador.

Los estudios citogenéticos del género *Alouatta*, disponibles con técnicas de identificación cromosómica son relativamente pocos, pero muestran una variabilidad importante, con números diploides entre 44 y 56 cromosomas (sin tomar en consideración las variaciones en el número de micro-cromosomas). En la Tabla 1 se condensan estos datos. Por otra parte, con excepción de *A. palliata* que habita en Colombia (datos no publicados) y *A. caraya* de Argentina (Mudry *et al.* 1984), las otras especies y, o subespecies de este género han mostrando un mecanismo cromosómico de determinación del sexo diferente del convencional, XX / XY, donde el cromosoma Y esta translocado o insertado a un autosoma. En este último caso los machos poseen un número diploide impar (Tabla 1: *A. palliata* de Panamá, *A. seniculus. sara* de Bolivia, *A. seniculus. stramineus* y *A. belzebul* de Brasil).

Tabla 1. Resumen de los estudios citogenéticos realizados en el género *Alouatta*, con bandas de identificación cromosómica.

		#		Cariotipo					Bandas			País	Ref.
Especie	subespecie	M	H	2n	Rango de variación	Cr. sexuales	N° Acr	N° Micr	Q	G	C		
A. palliata			10	54		X	30			+	+	Panamá	1
		3	?										
		7		53		ins (Y;A)							
A. palliata			1	56		X			+	+		Colombia	No publicado
		1		56		Y							
A. seniculus			7	44		$X_1 X_2$		(4)	+	+	++	Colombia	Este Trabajo
					43-44			3-4					
		5		44		$Y_1 Y_2$							
A. seniculus	*seniculus*		13	44		|*		(4)	+		+	Colombia	2
					43-45			3-5					
		10		44		|*							
A. seniculus	*sara*		14	50		X	?	(6)		+	+	Bolivia	3
		5	6		48-51			2-6					
		8		49		ins (Y;A)	?						
A. seniculus			9	48		$X_1 X_2$	22	(2)		+	+	Brasil	4
	(maconelli)°				47-49			1-3					°5
		2		48		$Y_1 Y_2$	24						
A. seniculus	*stramineus*		3	48		$X_1 X_2$	22	(2)		+		Brasil	5
					47-49			1-3					
		3		48		$Y_1 Y_2$							
A. belzebul	*belzebul*		3	50		X	26			+	+	Brasil	6
		7		49		ins (Y;A)							
A. belzebul	*nigerrima*		1	50		X	30			+	+	Brasil	6
A. belzebul			3	50		X	26			+	+	Brasil	7
		3		49		ins (Y;A)							
A. caraya			9	52		X	30			+	+	Argentina	8
		2		52		Y							

#: número de ejemplares estudiados **H**: hembra **M**: macho. **2n**: número diploide. **N°**: número **Acr**: cromosomas acrocéntricos. **Micr**: micro-cromosomas. **Ref**: referencias bibliográficas. |* redefinido

[1] Ma *et al* (1975) [2] Yunis *et al.* (1976) [3] Minezawa *et al.* (1985) [4] Lima *et al.* (1990) [5] Lima & Seuanez (1991) [6] Armada *et al.* (1987) [7] Lima & Seuanez (1989) [8] Mudry *et al.* (1984).

Con relación a *A. seniculus*, hasta la fecha se han informado los cariotipos de 4 subespecies (Yunis *et al.* 1976, Minezawa *et al.* 1985, Lima *et al.* 1990, Lima & Seuanez 1991) con números diploides de 44, 48 y 50/49 (omitiendo la variación de micro-cromosomas). Esta especie es la única del género que presenta esta clase particular de cromosomas diminutos denominados micro-cromosomas o cromosomas B (Minezawa *et al.* 1985), los cuales han demostrado variación numérica inter- e intra-individual.

En cuanto *A. s. seniculus* que habita en Colombia, el cariotipo de bandas Q publicado, con número diploide de 44 (con variación de 43 a 45) (Yunis *et al.* 1976), debe ser rectificado. En aquella publicación el cromosoma X fue identificado como un cromosoma acrocéntrico pequeño (3,36 %TCL), a partir del análisis del cariotipo masculino (sexo heterogamético). Posteriormente el estudio de replicación cromosómica de una hembra de *A. seniculus* (Torres *et al.* 1985, 1989) demostró un cromosoma X metacéntrico (relación de brazos 1.4) y de tamaño medio (4.85 % TCL-longitud total del conjunto haploide), identificado por su conducta alocíclica. Este cromosoma fue similar al cromosoma X de otros primates de la familia Cebidae y al cromosoma X humano, por lo tanto, se evidenció un error en la identificación del cromosoma X en la publicación de 1976, el cual debía ser aclarado con el estudio de más ejemplares.

El presente trabajo se propone caracterizar el cariotipo de *A. seniculus* que habita en Colombia con bandas G, R y C, redefinir el cariotipo Q y aportar datos para la cito-taxonomía del género.

MATERIALES Y MÉTODOS

Animales. Se estudiaron 12 aulladores rojos colombianos (5 machos y 7 hembras), cautivos en los zoológicos de Cali, Barranquilla, Santa Cruz y DAMA (centro de rehabilitación). También se reexaminaron los cariotipos QFQ de un macho y de una hembra, de los publicados por Yunis *et al.* (1976). Los animales se identificaron como *Alouatta seniculus* (Linnaeus 1766) con base en sus características fenotípicas, siguiendo a la clasificación propuesta por Emmons (1997).

Estudio citogenético. Las preparaciones cromosómicas se obtuvieron a partir de cultivos de sangre total según la técnica modificada de Moorhead *et al.* (1960). Utilizamos como agente mitogénico, extracto crudo de favina (lectina derivada del haba *Vicia fava*) preparada en nuestro laboratorio, a una concentración de 10 ug / ml para un volumen de sangre de 0.04 ml. Los cultivos se incubaron durante 64 y 68 horas. Se realizaron dos cultivos de sangre de cada animal para la caracterización cromosómica y para el estudio de la replicación cromosómica, de uno a seis cultivos, con incorporación de bromo-deoxiuridina durante las últimas 5, 6, 7 y 8 horas de cultivo (Willard & Latt 1976).

Los extendidos cromosómicos secados al aire se procesaron para la identificación cromosómica siguiendo los procedimientos estandarizados en nuestro laboratorio a partir de las técnicas descritas: QFQ (Caspersson *et al.* 1971), RHG (Sehested 1974), GTG (Seabright 1971), CBG (Arrighi & Hsu 1971, Sumner 1972), Ag-NOR (Goodpasture & Bloom 1975) y FPG (Goto *et al.* 1975) para los cromosomas bromo-sustituidos. Además, en algunas preparaciones cromosómicas se aplicaron secuencialmente dos técnicas de bandas diferentes así: (BQ - BG), (BQ - BR), (BQ - FPG), (BQ - BC), (BQ- NOR) y (BQ - Giemsa).

Se fotografiaron 2 a 10 metafases dobles (Q-Giemsa),(Q-G), (Q-C), (Q-NOR), (Q-RBG) y 2 a 5 metafases más, de cada una de las bandas sin identificación previa. Se prepararon cariotipos dobles y simples de todas las bandas empleadas QFQ, GTG, RHG, CBG y RBG.

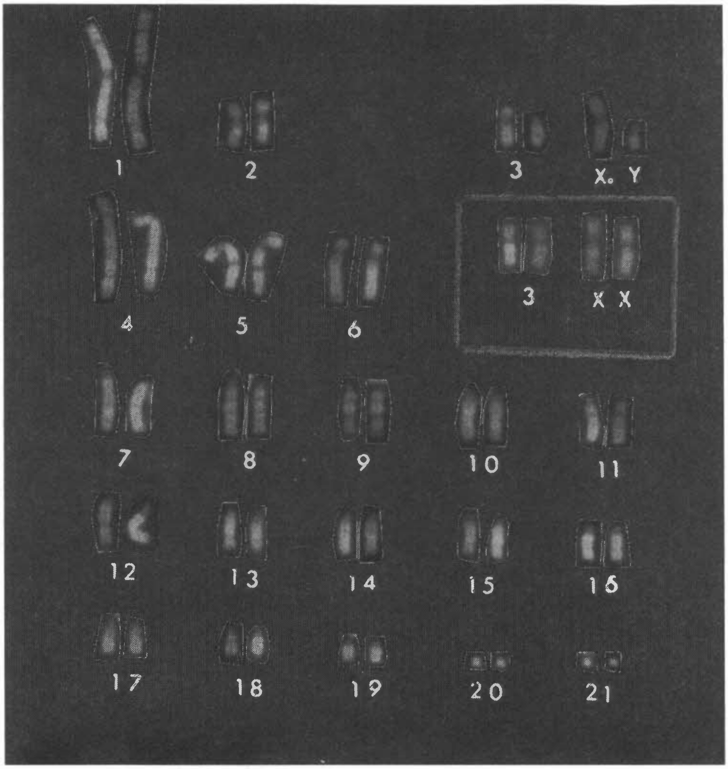

Figura 1. Cariotipo QFQ (bandas Q) de un macho *Alouatta seniculus*. Se destacan dos pares heteromórficos originados por la translocación (Y ; 3) también denominados $X_2Y_2X_1Y_1$. En el recuadro se muestran los cromosomas 3 y X de una hembra o $X_2X_2X_1X_1$.

Los cromosomas se clasificaron en cuatro grupos, tres de ellos definidos por la posición del centrómero (relación de brazos, de acuerdo a los rangos establecidos por Tjio & Levan (1956) así: 1) Metacéntricos, 2) Submetacéntricos, 3) Acrocéntricos y telocéntricos, 4) Micro-cromosomas. (B_2 según denominación dada por Minezawa *et al.* 1985). En cada grupo se siguió un orden decreciente de tamaño y patrón de bandas.

RESULTADOS

Todos los animales estudiados presentaron un número diploide "estándar" de 44 cromosomas, aunque unos cuantos animales mostraron aneuploidía, por variación del número de micro-cromosomas. El cariotipo se define con tres pares de cromosomas metacéntricos, tres pares de submetacéntricos, trece pares de acrocéntricos y dos pares de micro-cromosomas. El cromosoma **X** es un cromosoma metacéntrico de tamaño medio, identificado con la técnica FPG en los cultivos bromo-sustituidos de las hembras, por la replicación tardía del cromosoma X heterocromático. En los machos se observan dos pares cromosómicos heteromórficos a saber: uno formado por el cromosoma X y un derivado Y de la translocación balanceada entre el cromosoma Y y el autosoma 3 (X_1Y_1) y otro constituido por el cromosoma 3 normal y un derivado 3 de la translocación antes mencionada (X_2Y_2).

Bandas Q. Las bandas Q en general, permiten la identificación de todos los cromosomas aunque les falta definición. La Figura 1 presenta un cariotipo de bandas Q de un macho. Se destacan los dos pares heteromórficos originados por la translocación (Y; 3). En el recuadro se muestran los pares 3 y X de una hembra. El patrón de bandas Q de los pares 2, 3 y X es muy semejante, particularmente en las metafases más condensadas.

La reevaluación de los cariotipos publicados (Yunis *et al.* 1976), identificando el cromosoma X por su patrón de bandas característico, demostró la misma translocación (Y;3) en el cariotipo masculino. En la tabla 3 se muestra la equivalencia de nomenclatura cromosómica del presente estudio con la de Yunis *et al.* (1976).

Bandas G. Las bandas G muestran correspondencia con las bandas Q. Son definidas y permiten la identificación más precisa de todos los cromosomas.

Bandas R. Las Bandas R obtenidas por desnaturalización térmica (RHG), fueron positivas en casos aislados, en general muestran un patrón inverso a las bandas G, con predominio de bandas claras. La Figura 2 ilustra el conjunto haploide de una hembra, con patrones de bandas G, R y C de izquierda a derecha.

Bandas R de replicación. Las bandas R de replicación (RBG), obtenidas con coloración Giemsa (FPG) posterior a la incorporación de bromo-deoxiuridina durante la fase terminal del ciclo celular, mostraron variabilidad intercelular, con relación al grado de bromo - sustitución y por consiguiente al número de bandas obtenidas. La Figura 3 presenta un cariotipo con bandas R de replicación de un macho, en el recuadro se muestran los cromosomas X de una hembra. (Tratamiento de bromo-deoxiuridina, BrdU, durante las últimas siete horas de cultivo). Los patrones de replicación del cromosoma X heterocromático fueron muy variables, no se diferenció de su homólogo en todas las células analizadas. El cromosoma derivado (Y), en la mayor parte del segmento presumiblemente Y específico, mostró replicación tardía, mientras que la replicación del segmento autosómico (brazo corto 3p) fue similar a su homólogo p del cromosoma 3 normal.

Bandas C. La distribución de la heterocromatina constitutiva, revelada con las bandas C, se vio restringida a la región pericentromérica de todos los cromosomas. No se observó heterocromatina constitutiva en posición terminal o intercalar. Los micro-cromosomas presentaron variabilidad en su respuesta a la técnica de bandas C: en general se vieron completamente pálidos o totalmente teñidos y sólo en pocas metafases se observaron pálidos con una banda centromérica muy estrecha.

Los cromosomas 1, 2, 3, 6 y X mostraron heteromorfismo, con variaciones de tamaño y posición de la heterocromatina constitutiva. El cromosoma 1 se destaca porque presentó una variante sin heterocromatina centromérica, la cual fue observada en estado heterocigoto en 4 de los 11 animales evaluados. Además, se observó variación en la intensidad de coloración de la banda centromérica en un animal (más clara en sólo uno de los homólogos). En cuanto al tamaño, la banda centromérica del cromosoma 1 fue similar en todos los animales estudiados.

La banda centromérica del cromosoma Y_1 es amplia y se distribuye en ambos brazos. No se vio variación de tamaño en los 5 animales evaluados. El cromosoma Y_2 (o derivado 3) también mostró una banda C prominente situada en los dos brazos (Figura 2).

Organizadores nucleolares Ag NOR. Las regiones organizadoras del nucléolo NORs (estudiadas sólo en dos ejemplares) se situaron

Tabla 2. Aulladores rojos estudiados

Código	Sexo		Bandas aplicadas				#	Origen
			Q C	G R	RBG	NOR	Micr[1]	
019-71	M	Preservado	+				4	rex[2] Meta
045-71	H	Preservado	+				3	rex Santander
081-83	H	Zoo St Cruz	+ +	+	+	+	4	** Casanare
006-94	M	Zoo. Cali	+ +	+ +	+		3 - 4	
007-94	H	Zoo. Cali	+ +	+ +			4	
016-95	M	Zoo. B/quilla	+ +				4	
017-95	H	Zoo. B/quilla	+ +		+		4	
018-95	H	Zoo. B/quilla	+ +				4	
019-95	H	Zoo. B/quilla	+ +				4	
023-95	H	Zoo. St Cruz	+				4	
030-96	M	W.S.P.A.	+ +	+	+		4	** Meta
031-96	H	W.S.P.A.	+ +	+	+		4	** Meta
040-97	M	DAMA	+ +	+	+		4	
060-97	M	W.S.P.A.	+ +			+	4	**

M: macho. **H**: hembra. [1] **Micr**: micro-cromosomas Los cultivos registraron frecuencias bajas de células rotas (</= 30%). [2] rex: reexaminados ** localidad probable.

Tabla 3. Equivalencia de la nomenclatura cromosómica de este trabajo y la de Yunis *et al.* 1976.

Este trabajo		Yunis *et al.* 1976	
Cromosoma		Cromosoma	% TCL
Macho		Macho	
X	(X_1)	7 izq.	4,85
3	$X_2)$	10 izq.	3,98
2		10 d	4,48
der (Y)	(Y_1)	Y	2,15
der (3)	(Y_2)	X	3.36
Hembra		Hembra	
X	(X_1)	7	4.78
2		10	4.27
3	(X_2)	13	3.89
15		X	3.66
1		1	
2		10	
3		13	
4		2	
5		3	
6		4	
7		5	
8		6	
9		8	
10		9	
11		11	
12		12	
13		14	
14		15	
16 - 21		16 - 21	

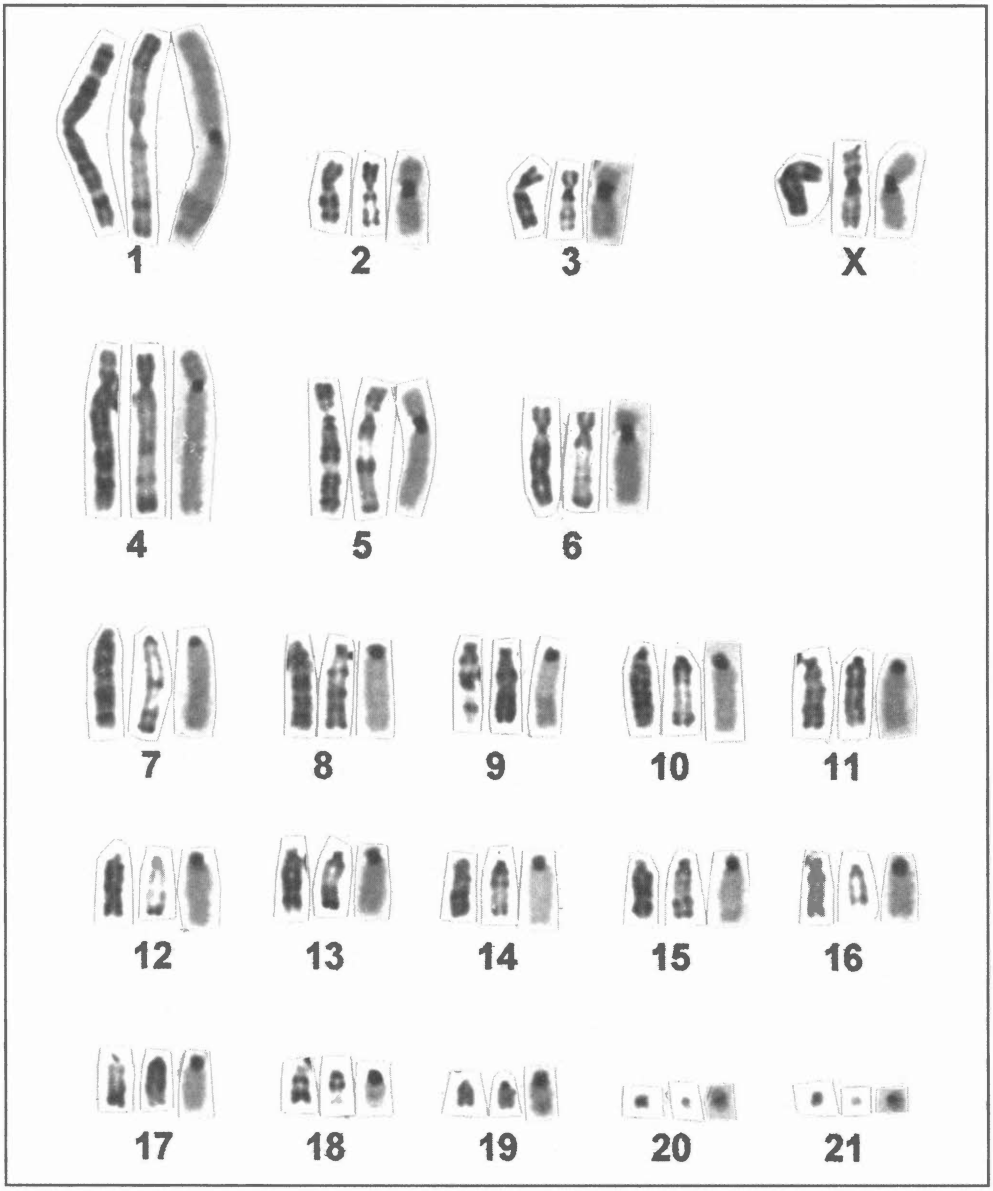
1
2
3
X
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

Figura 2. Conjunto haploide de una hembra *Alouatta seniculus*: para cada cromosoma patrones de bandas G, R y C, de izquierda a derecha.

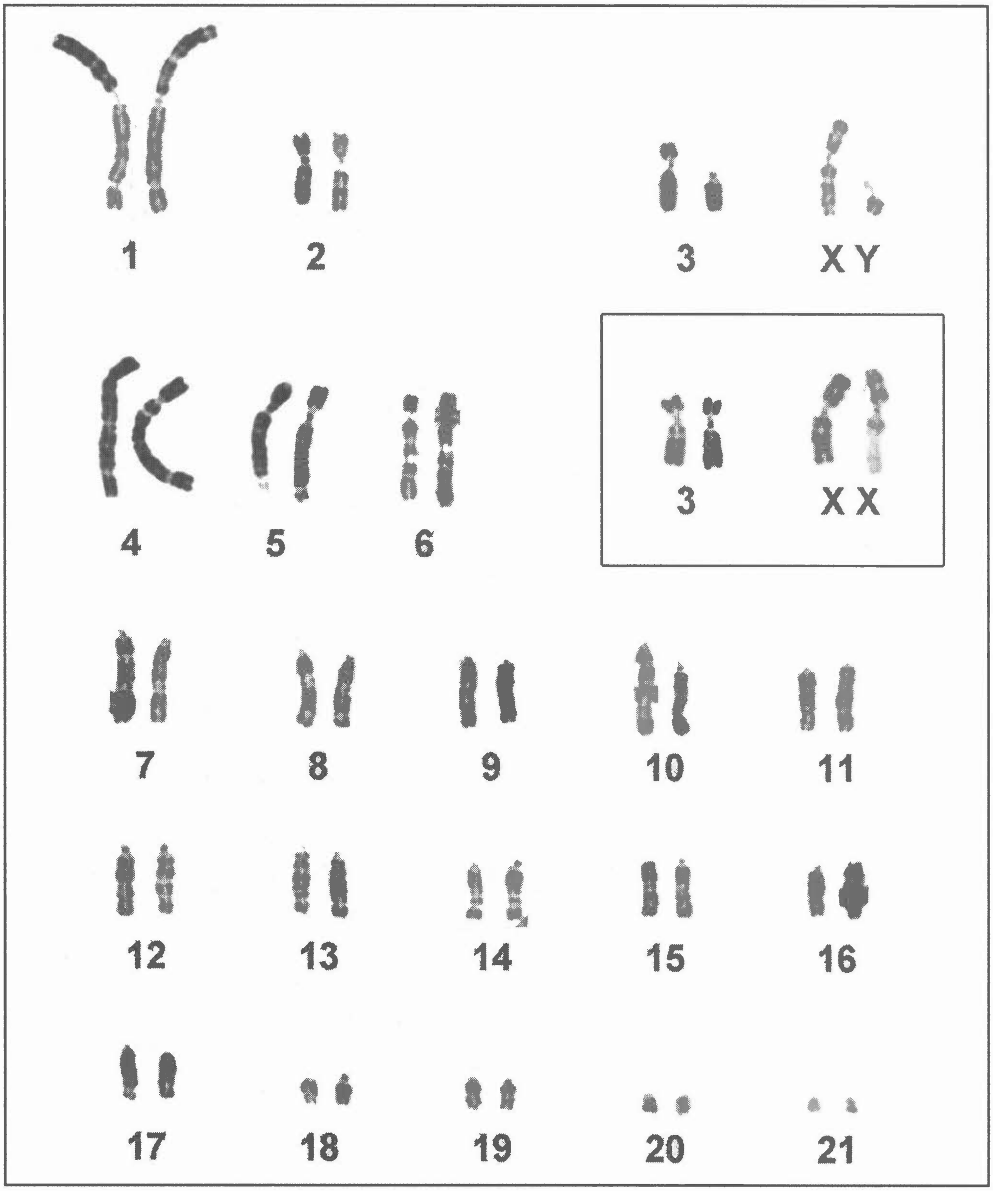
1
2
3
X Y
4
5
6
3
X X
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

Figura 3. Cariotipo RBG (bandas R de replicación) de un macho *Alouatta seniculus*. Insertados cromosomas 3 y X de una hembra [incorporación de BrdU durante las últimas siete horas de cultivo].

en posición intercalar en el brazo corto del cromosoma 5 (zona acromática) y en el brazo corto de dos o tres pares de acrocéntricos no identificados, en posición subterminal o terminal (Figura 4).

DISCUSIÓN

Las diferencias entre el cariotipo presentado y los cariotipos publicados para otras subespecies de *A. seniculus*, son significativas. Estamos de acuerdo con las sugerencias de Lima *et al* (1990) y Lima & Seuanez (1989, 1991) en que se hace necesario revisar los criterios taxonómicos para la identificación específica de este grupo de primates. Los cariotipos indican que puede tratarse de especies distintas, en lugar de subespecies, puesto que, desde el punto de vista citogenético es teóricamente improbable que se puedan producir híbridos fértiles entre ellas. Es muy importante incorporar los datos citogenéticos a los criterios de clasificación biológica de este género, de la misma forma que lo hizo Hershkovitz (1983) en su revisión del género *Aotus*, como resultado de la cual, varias subespecies fueron elevadas al nivel de especies.

Con excepción de los cromosomas sexuales, el cariotipo caracterizado en el presente estudio, no difiere del de *A. seniculus seniculus* Yunis *et al.* (1976). Sin embargo, al separar los cromosomas en grupos basados en su morfología, la nomenclatura cromosómica cambió. La similitud de los patrones de bandas Q de los cromosomas 2, 3 y X, el tamaño similar, sumado a la información previa (Bender & Chu 1963) justifican la falla en la identificación del cromosoma X, por análisis del sexo heterogamético.

Los micro-cromosomas, exclusivos de *A. seniculus*, han sido denominados cromosomas B por que han mostrado variación numérica intra e inter individual. Su postulada naturaleza heterocromática, no se puede establecer con certeza, por la heterogeneidad que se observa en su respuesta a las bandas C. Por otra parte, la posibilidad de que tal variación sea artificial tampoco se puede descartar, puede tratarse de una aneuploidía ocasionada por el efecto sinérgico de la sensibilidad de las células cultivadas, al tratamiento hipotónico, y el tamaño pequeño de los micro-cromosomas. Sin excepción, todos los casos con tres o cinco micro-cromosomas presentaron variación intra individual. En este trabajo se observó variación en una fracción de células de tres de los 12 ejemplares, pero significativa (30%) sólo en uno de ellos.

Las relaciones filogenéticas de las poblaciones de *A. seniculus* de Colombia, con las de Brasil (Lima *et al.* 1990) no se pueden establecer con la resolución de los cromosomas publicados, sin embargo, la comparación de los cariotipos GTG, nos muestra homología de los cromosomas sexuales (X_1, X_2, Y_1,Y_2) y quizás 3 pares más (6, 16, 18, {Brasil} => 2, 12, 15 {Colombia}). Además, se pueden inferir al menos los siguientes cambios: Cuatro inversiones pericénticas (8, 7, 13, 17 {Brasil} <=> 2, 3, 8, 9{Colombia}). Tres inversiones paracéntricas (17, 14, 19 {Brasil} <=> 9, 17, 22{Colombia}). Una fusión Robertsoniana de los pares 12 y 13 {Brasil} para originar el par 1 {Colombia}.

La comparación con el cariotipo de *A. seniculus sara* (Minezawa *et al.* 1985) de Bolivia, no fue posible por la resolución de las ilustraciones publicadas, tampoco se puede concretar en que consiste la variación de los cromosomas B_1, se requiere más información de esta población. Estos autores sin embargo sugieren que puede tratarse de una especie distinta, por las diferencias que encuentran.

Los mecanismos cromosómicos de determinación del sexo poco usuales, observados en *Alouatta*, se han observado también en otros

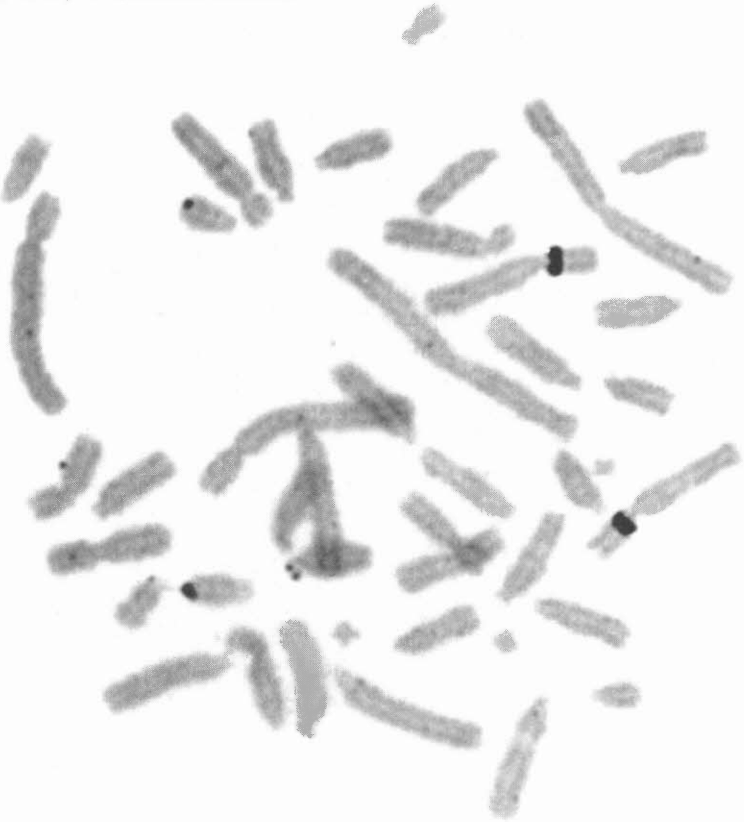

Figura 4. Metafase ilustrando las regiones organizadoras ael nucléolo de *Alouatta seniculus*, reveladas con la técnica de plata (AgNORs).

primates de la familia *Cebidae*, a saber: *Aotus* (Ma *et al.* 1976, Ma *et al.* 1980, Pieczarka & Nagamachi 1988), *Cacajao* (Dutrillaux *et al.* 1981) y en otros mamíferos, especialmente roedores (Fredga 1983). El significado biológico de estas reorganizaciones del cromosoma Y no es claro, por una parte, la formación de gametos en estos individuos, teóricamente, muestra probabilidades altas de producir gametos aberrantes por errores de la meiosis en segregación de cualesquiera de los tetra, tri o univalentes. Por otra parte, ¿cúal es la razón de que se repita en distintos clades?

La siguiente denominación empleada para describir estos mecanismos cromosómicos de determinación del sexo: 1) X_1X_1 X_2X_2 hembras, X_1Y_1 X_2Y_2 machos para la translocación Y autosoma. y 2) X_1X_1 X_2X_2 hembras, X_1X_2Y machos para la inserción del cromosoma Y en un autosoma. no parece muy apropiada, porque los cromosomas X e Y $(_2)$ secundarios son autosomas y no poseen las propiedades características de los cromosomas sexuales X e Y $(_1)$ auténticos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto de Genética de la Universidad Nacional de Colombia por la financiación del trabajo y el apoyo logístico brindado. A Sandra Enciso por su asistencia técnica. A Miriam Calle por su ayuda con el material fotográfico. A Francisco Ruiz por su colaboración con la consecución de las muestras. A los zoológicos Santacruz, Cali, Barranquilla y Centros de rehabilitación WSPA y DAMA por permitir el acceso a sus primates.

LITERATURA CITADA

Armada, J. L., C. M. Barroso, M. C. Lima, J. A. Muñiz & H. N. Seuanez. 1987. Chromosome studies in *Alouatta belzebul.* American Journal of Primatology 13: 283 - 296.

Arrighi, F. E. & T. C. Hsu. 1971. Localization of heterochromatin in human chromosomes. Cytogenetics 10: 81 - 86.

Bender M. A. & E. H. Y. Chu. 1963.The chromosomes of primates. Vol. 1, Págs. 261-310. In Buettner- Janusch (ed). Evolutionary an genetic biology of primates. Academic Press. New York

Caspersson, T., G. Lomakka & L. Zech. 1971. The 24 fluorescence patterns of the human metaphase chromosomes- distinguishing characters and variability. Hereditas 67: 89-102.

Dutrillaux, B., J. Descailleaux, E. Viegas-Pèquignot & J. Couturier. 1981. Y-Autosome translocation in *Cacajao calvus rubicundus* (Platyrrhini). Annales Génètique 24: 197 – 201.

Emmons, L. H. 1997. Neotropical rainforest mammals. A field guide / text by L.H. Emmons; illustrations by F. Feer. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Fredga, K. 1983. Aberrant sex chromosome mechanism in mammals. Evolutionary aspects. Differentiation 23 (Suppl): S23-S30.

Goodpasture, C. & S. E. Bloom. 1975. Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. Chromosoma 58: 37 - 50.

Goto, K., T. Akematsu, H. Shimazu & T. Sugiyama. 1975. Simple differential Giemsa staining of sister chromatids after treatment with photosensitive dyes and exposure to light and the mechanism of staining. Chromosoma: 53: 223 - 230.

Hernandez-C, J. & R. W. Cooper. 1976. The nonhuman primates of Colombia. Págs.: 35 - 69 en: Thorington, R. W. & P. G. Heltne (eds.). Heltne Neotropical Primates: Field Studies and Conservation. National Academy of Sciences. Washington D.C.

Hill, W. C. O. 1960. Primates: Comparative anatomy and taxonomy, Vol IV: Cebidae, Part A. Edinburgh University Press, Edinburgh.

Lima, M. C. & H. N. Seuanez. 1989. Cytogenetic characterization of *Alouatta belzebul* with atypical pelage coloration. Folia Primatologica 52: 97 - 101.

Lima, M. C., M. I. Sampaio, M. P. Schneider, W. Scheffrahn, H. Schneider & F. M. Salzano. 1990. Chromosome and protein variation in red howler monkeys Revista Brasileira de Genetica. 13: 789 - 802.

Lima, M. C. & H. N. Seuanez. 1991. Chromosome studies in the red howler monkey, *Alouatta seniculus stramineus* (Platyrrhini, Primates): description of an $X_1X_2\ Y_1Y_2 / X_1X_1\ X_2X_2$ sex chromosome system and karyological comparisons with other subspecies. Cytogenetics and Cell Genetics 57: 151-156.

Ma, N. S., T. C. Jones, R. W. Thorington, A. Miller & L. Morgan. 1975. Y-autosome translocation in the howler monkey, *Alouatta palliata.* Journal of Medical Primatology 4: 299-307.

Ma, N. S., M. W. Elliot, L. Morgan, A. Miller & T. C. Jones. 1976. Translocation of Y chromosome to an autosome in the Bolivian owl monkey, (*Aotus*). American Journal of Physical Anthropology 45: 191- 201.

Ma, N. S., D. M, Renquist, R. Hall, P. K. Sehgal, T. Simeone & T. C. Jones. 1980.

XX / "XO" sex determination system in a population of Peruvian owl monkey, *Aotus*. The Journal of Heredity 71: 336 - 342.

Minezawa, M., M. Harada, O. C. Jordan-C. & C. J. Valdivia-Borda. 1985. Cytogenetics of Bolivian endemic red howler monkeys (*Alouatta seniculus sara*): Accessory chromosomes and Y-autosome translocation related numerical variations. Reports of New World Monkeys 5: 7 - 16.

Moorhead, P. S., P. C. Nowell, W. J. Mellmann, D. M. Battips & D. A. Hungerford. 1960. Chromosome preparations of leukocytes cultured from human peripheral blood. Experimental Cell Research 20: 613 - 616.

Mudry-de-P., M. D., M. L. Labal-de-V., O .J. Colillas & S. Brieux-de-S. 1984. Banding patterns of *Alouatta caraya* . Revista Brasileira de Genetica. 2: 373 - 379.

Pieczarka, J. C. & C. Y. Nagamachi. 1988. Cytogenetic studies of *Aotus* from eastern Amazonia: Y / Autosome rearrangement. American Journal of Primatology 14: 255-263.

Rodríguez-M., J. V., J. I. Hernandez-C., T. R. Defler, M. Alberico, R. B. Mast, R. A. Mittermeier & A. Cadena. 1995. Mamíferos colombianos: sus nombres comunes e indígenas. Occasional Papers in Conservation Biology. Conservation International. Occasional paper No 3.

Seabright, M. 1971 A rapid banding technique for human chromosomes. Lancet 2: 971.

Sehested, J. 1974. A simple method for R-banding of human chromosomes showing a pH-dependent connection between R and G bands. Human Genetics 21: 55 - 58.

Sumner, A.T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. Experimental Cell Research. 75: 304 - 306.

Tjio, J. H. & A. Levan. 1956. The chromosomes of man. Hereditas 42: 1 - 6.

Torres, O. M., Z. Posada, A. Ramirez. 1985. Estudio de la heterocromatina constitutiva de los cébidos colombianos. VII Congreso Latinoamericano de Genética y I Congreso Colombiano de Genética. Bogotá 13 a 18 de Octubre.

Torres, O. M. & A. Ramirez. 1989. Replicación cromosómica en cébidos colombianos. IX Congreso Latinoamericano de Genética y II Congreso Peruano de Genética. Lima 1 a 5 de Octubre.

Willard, H.F. & S. Latt. 1976. Analysis of deoxyribonucleic acid replication in human X chromosome by fluorescence microscopy. American Journal of Human Genetics 28: 213 - 227.

Wolfheim, J.H. 1983 Primates of the New World: Distribution, Abundance and Conservation. University of Washington Press, Seattle.

Yunis, E. J., O. M. Torres-de-C., C. Ramirez & E. Ramirez. 1976. Chromosomal variations in the primate *Alouatta seniculus seniculus* Folia Primatologica 25: 215 - 224.

Recibido: 21/11/2000
Aceptado: 1/10/2001